

Dr. M. W. van Hof

Vormen zien
en
herkennen

Wolters-Noordhoff

VORMEN ZIEN EN HERKENNEN

REDE

UITGESPROKEN BIJ DE AANVAARDING VAN HET AMBT
VAN GEWOON HOOGLERAAR IN DE FYSIOLOGIE
AAN DE MEDISCHE FACULTEIT TE ROTTERDAM
OP WOENSDAG 10 JANUARI 1968

DOOR

DR. M. W. VAN HOF

WOLTERS-NOORDHOFF N.V. GRONINGEN 1968

In het dagelijks leven maken wij van moment tot moment gebruik van het vermogen om langs visuele weg objecten in de buitenwereld te onderscheiden en te herkennen. Dit vermogen is niet typisch menselijk. Het lezen van het wereldnieuws op de frontpagina van de krant mag dan een aan de mens voorbehouden privilege zijn, maar ook een hond bijvoorbeeld is in staat het silhouet van een kat als zodanig te herkennen en zelfs een inktvis kan leren verticale van horizontale strepen te onderscheiden. Het mag dan ook niet verbazen dat patroonherkenning een onderwerp van studie is gaan vormen voor vrijwel iedere discipline die men tot de gedragswetenschappen mag rekenen.

Het feit echter dat beoefenaars van verschillende vakgebieden, ieder met hun eigen experimentele methodiek en met de voor hun discipline aanvaarde wijze van verklaren, zich met de problematiek van het patroonherkennen bezig hielden leidde tot resultaten die niet noodzakelijkerwijs strijdig waren, maar die zich anderzijds ook niet gemakkelijk voor interdisciplinaire synthese leenden. Dergelijke situaties vormen grote belemmeringen voor de ontwikkeling van de gedragswetenschappen.

Een goed thema om dit aan toe te lichten zijn de waarnemingen die gedaan werden bij een bepaalde groep van oogheelkundige patienten samengevat in 1932 door VON SENDEN. Het betrof hier mensen die van de geboorte af blind waren door een afwijking van het optisch apparaat in beide ogen, meestal een congenitaal cataract. Dat wil dus zeggen dat het licht wel doordrong tot het netvlies maar dat beeldvorming uitgesloten was. Werd nu op latere leeftijd deze afwijking operatief verholpen dan bleek het verworven gezichtsvermogen maar van zeer beperkte waarde. Het was in het algemeen niet mogelijk voorwerpen die op de tast onmiddellijk herkend werden nu ook visueel te herkennen. Werd een kogel en even later een kubus getoond dan bleek het meestal onmogelijk te zeggen welke naam bij welk van de twee objecten hoorde. Een korte aanraking van de voorwerpen was echter voldoende om de juiste benaming te vinden. Van groot belang is nu te weten dat het voorwerp als zodanig wel gezien werd maar dat het de classificatie en de herkenning van de vorm was die te kort schoot.

De hypothesen die omtrent dit gegeven opgesteld zijn variëren in het algemeen tussen twee extreme standpunten: of wel de neuronale structuur verantwoordelijk voor het patroonherkennen is in het geheel niet genetisch gedetermineerd maar vormt zich onder invloed van de aangeboden lichtprikkel in de postnatale periode, of wel de structuur is volledig genetisch gedetermineerd maar voor het voortbestaan er van zijn optische prikkels in de postnatale periode vereist.

Het phenomeen dat onder de zojuist omschreven omstandigheden vormen als zodanig gepercipieerd worden maar classificatie onmogelijk blijkt is onder andere voor fysiologen en psychologen uitgangspunt van veel onderzoek geweest.

Iets over de benaderingswijzen van dit probleem door deze beide groepen van onderzoekers zal ik U beschrijven. Vooraf moet echter duidelijk gesteld worden dat het daarbij ter illustratie te gebruiken feitenmateriaal voor ingewijden niets nieuws zal bevatten. Ik hoop echter dat de wijze van ordenen van deze gegevens tot een gezichtspunt mag leiden dat althans het overdenken waard is.

In de laatste jaren is de belangstelling van de fysiologie met betrekking tot patroonherkenning een zeer speciale weg uitgegaan. Het is in dit kort bestek niet mogelijk de klassieke onderzoekingen te bespreken waar deze nieuwe richting door geïnspireerd werd, maar wel hoop ik aan de hand van vrij willekeurig gekozen voorbeelden het principe van de fysiologische benaderingswijze te demonstreren.

Fig. 1 stelt een zeer schematische weergave van een dwarsdoorsnede door het netvlies voor. De figuur geeft aan dat de staafjes en kegeltjes die naar de verschillende ganglioncellen afvoeren kris kras door elkaar liggen. Het gebied waarin de staafjes en kegeltjes behorend bij een bepaalde ganglioncel liggen noemt men een receptief veld. Schematisch ziet het netvlies

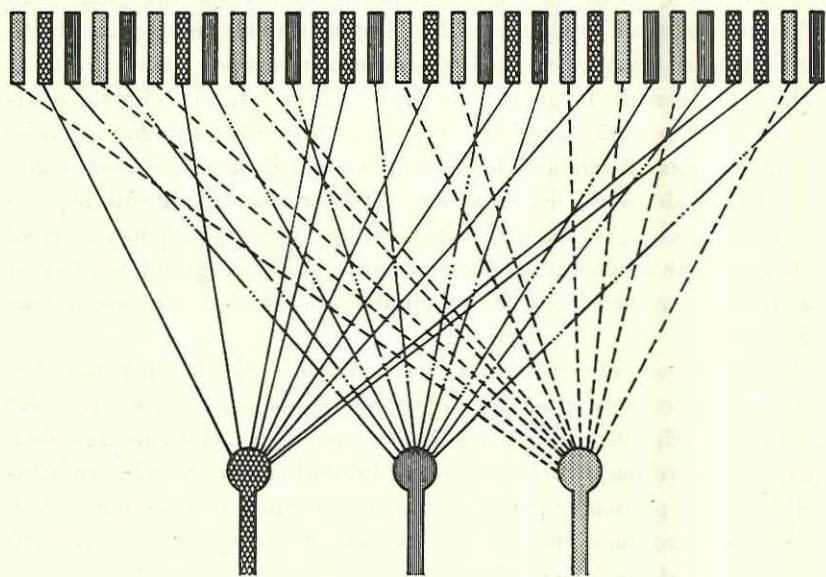


Fig. 1

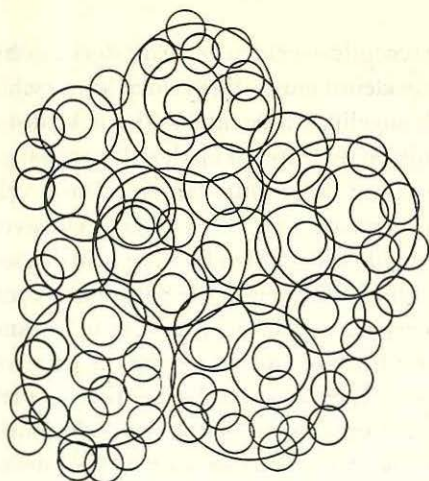
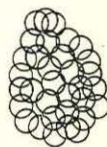
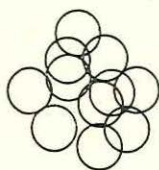
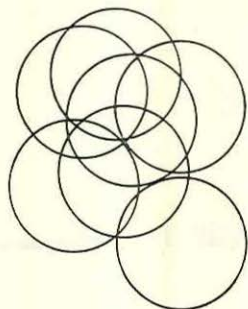


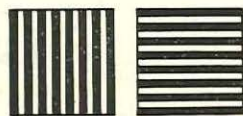
Fig. 2

er van boven gezien uit als in fig. 2. De cirkels stellen de elkaar overlappende receptieve velden voor. Om deze figuur realistischer te doen schijnen zou men een nog groter aantal cirkels op hetzelfde oppervlak moeten tekenen.

Op het eerste gezicht kan men vermoeden dat dit convergentie principe een groot verlies betekent voor de gezichtsscherpte. Het lijkt er immers op alsof overgegaan wordt van een film van zeer kleine korrelgrootte (de staafjes en kegeltjes) naar één van zeer grove korreling (receptieve velden). Hoewel dit op theoretische gronden beslist niet zo behoeft te zijn bestaat er ongetwijfeld enig verband tussen de grootte van de receptieve velden enerzijds en de gezichtsscherpte anderzijds. Fig. 3 laat hier iets over zien.

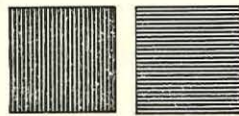


RAT



KONIJN

Fig. 3



KAT

De grootte van de receptieve velden verschilt sterk in één en het zelfde netvlies. Verder zijn de kleinst aanwezige velden bij verschillende diersoorten eveneens duidelijk ongelijk. In de figuur zijn de kleinst aanwezige velden bij de kat, het konijn en de witte rat op dezelfde schaal getekend. In de genoemde volgorde neemt de grootte van de kleinste velden toe (WIESEL 1960, LEVICK 1967, BROWN en ROJAS 1965). Door verschillende onderzoekers is op vrijwel identieke wijze bij deze drie diersoorten de gezichtscherpte bepaald. Om dit te doen leerde men deze dieren verticale strepen van horizontale strepen, geplaatst op een vaste afstand, onderscheiden. Geleidelijk werd de breedte van de zwarte en witte strepen kleiner gemaakt. Worden de strepen zo smal dat het dier ze niet meer ziet d.w.z. lijken beide patronen egaal grijs, dan is een onderscheid tussen verticaal en horizontaal niet meer te maken. De kleinste door het dier waargenomen streepbreedte uitgedrukt in een hoekmaat, neemt men als maat voor gezichtsscherpte. Op gelijke schaal zijn nu de fijnste patronen getekend die ieder van de diersoorten nog kan onderscheiden (WALLS 1942, VAN HOF 1967). Het ziet er inderdaad naar uit dat kleinere receptieve velden gepaard gaan met een grotere gezichtsscherpte.

Het convergentie principe biedt echter grote verrassingen. Wat nu volgt geldt slechts voor het konijn, maar bij andere dieren vindt men dezelfde principes op hoger niveau in het centraal zenuwstelsel. Men heeft bij het konijn gevonden (BARLOW et al. 1964) dat de ganglioncellen in hoge mate ongelijk reageren op lichtprikkels in het receptieve veld. Fig. 4 toont hiervan een voorbeeld. Met behulp van speciale technieken is het mogelijk

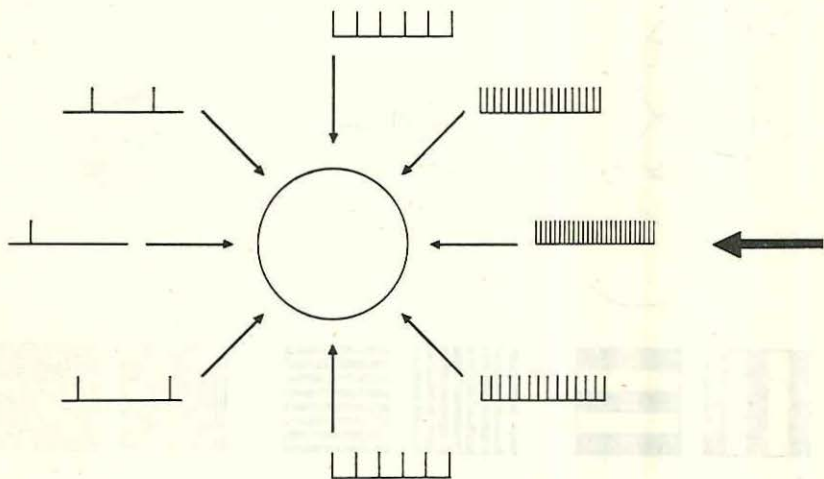


Fig. 4

gebleken de actiepotentialen van een enkele ganglioncel af te leiden en ondertussen lichtprikkel aan te bieden binnen de grenzen van het veld. Het in deze figuur gegeven voorbeeld is van een veldtype dat bij het konijn procentueel veel voorkomt. Beweegt men namelijk een lichtpuntje vanuit verschillende richtingen door het veld dan blijkt het aantal per tijdseenheid afgegeven actiepotentialen – voorgesteld door de ‘tanden’ van de ‘kam’ figuren – af te hangen van de richting waarin het lichtpuntje bewogen wordt. Zoals de figuur laat zien is er één richting waarin de prikkel maximaal effectief is, terwijl een beweging in tegenovergestelde richting geen effect geeft. Zoals eveneens aangegeven in deze figuur bestaat er een vloeiende overgang tussen maximum en minimum richting, met andere woorden het veld is bewegingsrichting gevoelig. Het is dan verder nog interessant te weten dat deze richtingsgevoeligheid niet alleen bestaat wanneer de prikkel bestaat uit een lichtpuntje. Ieder contrast, ongeacht de vorm, bewegend door het veld toont deze richtingsgevoeligheid aan.

De zenuwimpulsen komend vanaf een groot aantal staafjes en kegeltjes doorlopen een ingewikkeld netwerk van vezels en cellen voordat ze de ganglioncel bereiken. De structuur van dit netwerk is echter zodanig dat de ganglioncel berichten afgeeft die niet zonder meer aangeven of er lichtprikkel vallen in het betrokken receptieve veld, maar die inlichtingen geven omtrent de bewegingsrichting van contouren. De ganglioncel maakt een selectie uit de op het netvlies aanwezige informatie. Men heeft van een grote groep van dergelijke receptieve velden de maximum richting bepaald (OYSTER et al. 1967) en kwam tot een diagram zoals aangegeven in fig. 5. De oriëntatie van de voorkeursrichtingen blijkt horizontaal of

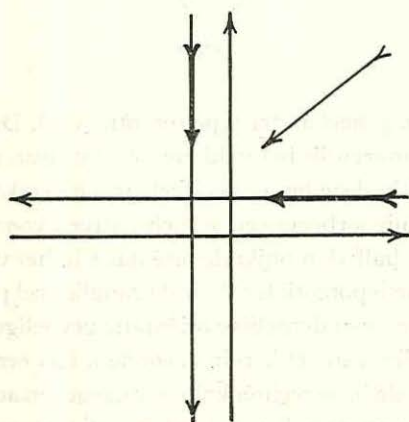


Fig. 5

verticaal te zijn. Deze richting kan boven-onder, onder-boven, rechts-links dan wel links-rechts zijn. Stel een voorwerp beweegt in de richting van de pijl P dan zullen velden met voorkeursrichting P_1 en P_2 beide enigermate geactiveerd worden en een combinatie van gegevens uit de beide receptieve veldtypen biedt het zenuwstelsel de mogelijkheid tot het vaststellen van de bewegingsrichting P.

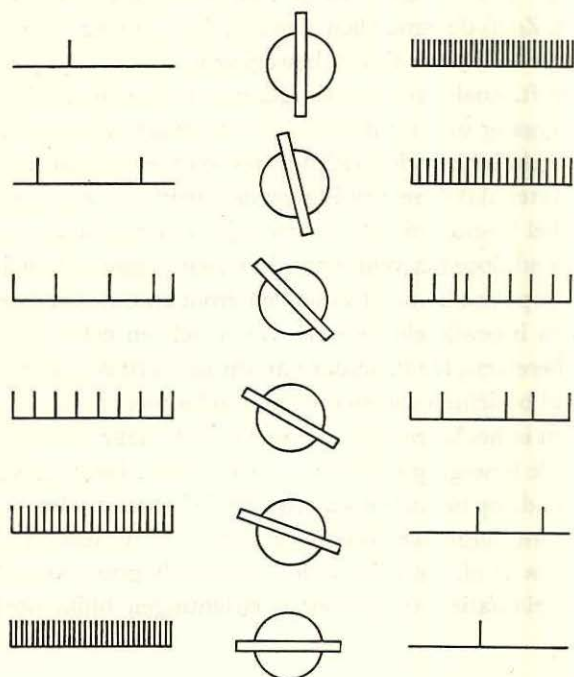


Fig. 6

Fig. 6 toont nog een geheel ander type receptief veld. Dit type reageert op oriëntatie van contouren in het veld zonder dat deze noodzakelijkerwijs bewegen. Het veld in deze figuur is cirkelvormig getekend met daaroverheen een balk die bijvoorbeeld een verlichte streep voorstelt. Variëren we nu de stand van de balk dan blijkt de oriëntatie in het veld van invloed te zijn op het aantal actiepotentialen door de ganglioncel per tijdseenheid afgegeven. Twee typen van dergelijke oriëntatie gevoelige velden zijn er tot nog toe in het netvlies van het konijn gevonden. Het eerste type wordt gerepresenteerd door de in de rechter kolom aangegeven actiepotentialen. Bij een verticale stand van de balk is het aantal actiepotentialen per tijdseenheid het grootst en bij de horizontale stand is het aantal vrijwel nul. Bij

het tweede type is de situatie juist andersom (linker kolom). Hier geeft de horizontale oriëntatie het grootste aantal actiepotentialen. Voor beide typen geldt dat positie veranderingen dicht bij de voorkeursstand aanleiding geven tot de relatief grootste verandering van het aantal actiepotentialen. Dit wil zeggen dicht bij de optimale stand is het veld het meest nauwkeurig in de oriëntatie aangifte. Hoe verder van de optimale stand, des te onnauwkeuriger de aangifte.

Men kan zich nu afvragen of het zo is dat deze dieren de oriëntatie van lijnen die bijna horizontaal of verticaal lopen nauwkeurig en lijnen die ongeveer een hoek van 45° met de horizontaal maken onnauwkeurig kunnen detecteren. Dit is als volgt onderzocht (VAN HOF EN WIERSMA 1967). Het dier moet een keus maken (fig. 7) tussen twee streeppatronen bij-

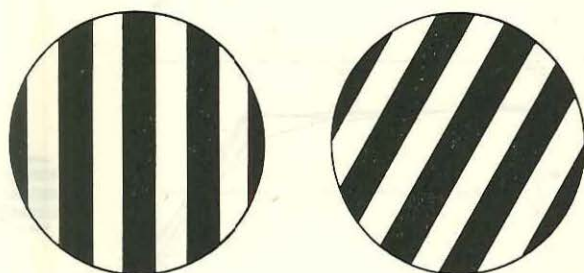


Fig. 7

voorbeeld één verticaal en één schuin. De keus van de verticale lijnen wordt beloond met voedsel. Wanneer het dier dit bij een groot hoekverschil heeft geleerd wordt het hoekverschil steeds kleiner gemaakt en het percentage 'juiste' keuzen als functie van de hoek tussen verticale en niet verticale strepen bepaald. Fig. 8 geeft de resultaten weer. Is de score in een dergelijk experiment ongeveer 50 %, dan betekent dit dat het dier willekeurig en niet op grond van het herkennen van het patroon kiest. Arbitrair neemt men nu als drempelwaarde de geïnterpoleerde 75 % waarde aan. Uit de hier gegeven figuur blijkt bij drie dieren de drempelwaarde om de verticaal ongeveer 7° tot 8° te zijn. Doet men hetzelfde in een andere serie experimenten met horizontale resp. 45° strepen als juiste keus dan blijkt in het eerste geval de drempelwaarde eveneens 7° tot 8° te zijn en in het geval van 45° strepen 8° tot 11° . Zo er dus enig verschil in drempelwaarde bestaat, dan is dit verschil slechts gering. Men moet dan ook wel veronderstellen om deze kleine 45° drempelwaarde te begrijpen dat op hoger niveau in het zenuwstelsel een combinatie plaats vindt van gegevens uit zowel de

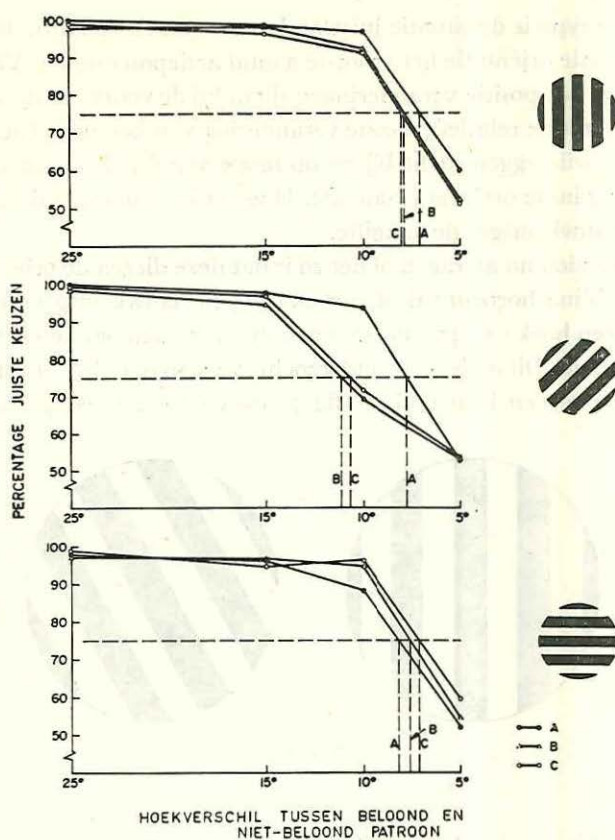


Fig. 8

op horizontaal als op verticaal reagerende ganglioncellen. Vermoedelijk zal het een gecompliceerd systeem blijken te zijn omdat het konijn niet alleen een relatief lage drempelwaarde voor oriëntatie verschillen om de 45° heeft maar ook nog in staat blijkt te zijn perfect te kunnen discrimineren tussen spiegelbeeldige lijnpatronen (VAN HOF 1966).

De tijd laat niet toe hier uitvoeriger op in te gaan, maar ik hoop dat U aan de hand van deze voorbeelden een indruk hebt gekregen over de wijze waarop men zich op het ogenblik het neuronale apparaat achter de zintuigcellen opgebouwd denkt: niet als een groep van cellen die eenvoudig de verlichting van een deel van het netvlies registreren, maar als een conglomeraat van meer of minder specifieke detectoren die ieder voor zich een bepaald facet uit het in het receptieve veld geprojecteerde beeld abstraheren.

Dit principe van specifieke detectoren is ook gevonden in de optische schors van de grote hersenen. De cellen worden daar in het algemeen nog specifiek wat betreft de eisen gesteld aan de prikkel. Vaak is het uitsluitend een ingewikkelde combinatie van bewegingssnelheid, bewegingsrichting, oriëntatie, contrastscherpte etc. waaraan het patroon dat in het receptieve veld geprojecteerd wordt moet voldoen wil de betreffende cel tot activiteit gebracht worden (HUBEL en WIESEL 1965).

Een probleem dat nu naar voren komt en waar de fysiologie nog weinig over weet te zeggen is het volgende. Gegeven het feit dat allerlei details van een op het netvlies geprojecteerd voorwerp geanalyseerd worden door een groot aantal afzonderlijke zeer specifiek reagerende zenuwcellen. Hoe moeten wij ons dan voorstellen dat de vele gegevens betrekking hebbend op dat voorwerp aaneen geregen blijven en wel zodanig dat de eenheid gevormd door de oorspronkelijke figuur gehandhaafd wordt? Ik kom hier straks nog op terug.

Wat betreft ons uitgangspunt, nl. het niet herkennen van vormen wanneer gedurende een zekere periode na de geboorte het netvlies van beeldvorming verstoken is gebleven, heeft de fysiologie in de laatste jaren duidelijk vorderingen gemaakt. Het blijkt namelijk zo te zijn dat bij zeer jonge katten (bijvoorbeeld 14 dagen oud) ook al hebben de dieren voordien nooit enig verlicht patroon op het netvlies geprojecteerd gekregen de in de optische schors gelegen zenuwcellen op de zelfde selecterende wijze te werk gaan als bij volwassen dieren (HUBEL en WIESEL 1963). Anders wordt de situatie wanneer deze periode bijvoorbeeld 3 maanden duurt: de reacties van de zenuwcellen verminderen sterk en voor zover aanwezig zijn deze reacties hoogst abnormaal (WIESEL en HUBEL 1965). Hoewel de gegevens nog vrij beperkt en dikwijls niet eensluidend zijn neigt men dan ook momenteel tot de conclusie dat de neuronale schakelingen die verantwoordelijk zijn voor de specificiteit van de zenuwcellen met betrekking tot de aangeboden lichtprikkel weliswaar goeddeels genetisch getermineerd zijn maar dat ongebruikt blijven in de postnatale periode deze structuren voor een groot deel weer te gronde richt.

Wat betreft de benadering van de problematiek van het herkennen van vormen door psychologen valt onmiddellijk op dat de gedachtengang anders is en dat het uitgangspunt juist daar ligt waar de fysiologie nog een witte vlek op de landkaart toont. Reeds in 1921 (RUBIN) werd geformuleerd dat een basis aspect van het zien van vormen ligt in het feit dat wij uit het geheel van contouren die op het netvlies geprojecteerd worden een keuze maken zodanig dat wij sommige contouren tot een eenheid samenvoegen en deze eenheid percipiëren als een figuur ten opzichte van een niet

tot de figuur behorende achtergrond. Wat men bedoelt met figuur-achtergrond relatie laat zich het best demonstreren aan de overbekende plaatjes waar de keuze van figuur en achtergrond dubbelzinnig is.

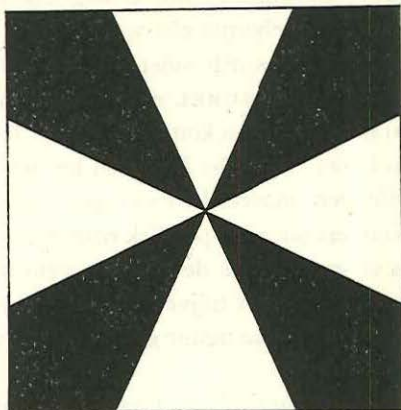


Fig. 9

In fig. 9 kunt u als figuur zien een stel molenwieken in de verticaal-horizontaal positie, maar net zo goed kunt u er een stel wieken in zien, geplaatst in de diagonale stand. Minstens zo bekend is fig. 10 waarin u naar

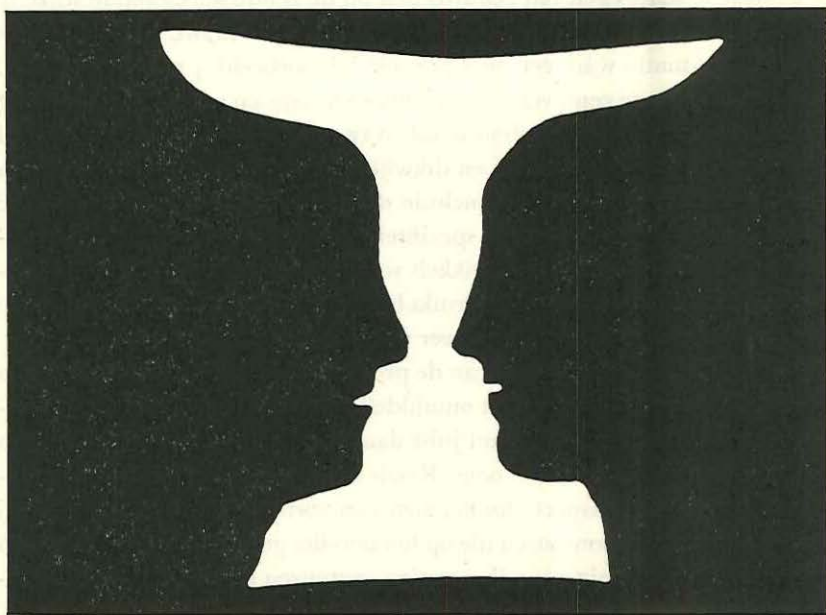


Fig. 10

believen een vaas resp. twee gezichtsprofielen kunt zien. Dergelijke situaties zijn natuurlijk tamelijk gezocht; meestal is het zeer ondubbelzinnig wat als figuur, wat als achtergrond gezien wordt. Bij de visuele perceptie zijn wij steeds bezig met het kiezen van bepaalde contouren uit het gezichtsveld die voor ons het karakter van een vorm eventueel een voorwerp krijgen en die wij zien tegen een geheel van contouren dat niet tot deze vorm hoort en dat als achtergrond fungeert. Het begrip figuur-achtergrond relatie is niet tot de mens beperkt. Veel experimenteel werk is er gedaan dat er op wijst dat dit bij dieren ook van toepassing is. Diverse onderzoekers hebben getracht wetmatigheden te omschrijven die aangaven aan welke voorwaarden een groep van lijnen moest voldoen wilden ze bij de perceptie gezien worden als een geheel ten opzichte van een achtergrond. Dit is slechts ten dele gelukt. De gevonden wetmatigheden zijn deels kwalitatief. Er zijn echter aanwijzingen dat in de toekomst een meer quantitative benadering in termen van de informatie-theorie mogelijk zal blijken.

Dit alles neemt niet weg dat de psychologie het verschijnsel van de figuur-achtergrond relatie duidelijk heeft gesteld. Men is daar zo ver gegaan het zien van de figuur als figuur dus als eenheid ten opzichte van de achtergrond te beschouwen als een wezenlijk ander proces dan het classificeren van de vorm van die figuur (HEBB 1949). De fysiologie heeft in deze richting nog ternauwernood kunnen denken.

De oogheelkundige patiënten die postnataal van beeldvorming op het netvlies verstoken bleven bleken na de operatieve ingreep onmiddellijk figuren en achtergronden gescheiden te zien maar niet in staat te zijn de vorm van de voorwerpen te classificeren. Dit past dus goed in de zienswijze van de psychologie dat zien van het voorwerp als een geheel en herkennen ervan gescheiden zaken zijn.

Wanneer wij nu de resultaten van de fysiologische en psychologische benaderingswijzen naast elkaar leggen dan zien wij dat de psychologie een belangrijk probleem heeft herkend namelijk de figuur-achtergrond relatie, maar dat het helaas nog niet mogelijk is gebleken dit quantitatief te omschrijven. De electrofysiologie ontdekte het principe van selectief werkende detectoren. Zeer opvallend echter is het dat in de electrofysiologische literatuur het probleem figuur-achtergrond nog nauwelijks speelt. Om de synthese van beide richtingen nog ingewikkelder te maken blijkt dat mensen en waarschijnlijk ook dieren die postnataal verstoken bleven van patroonvorming op het netvlies wel degelijk een voorwerp onderscheiden van de achtergrond. Terwijl wanneer we datgene wat de electrofysiologie heeft gevonden bij de kat overdragen op de mens – en dit lijkt zeker niet principieel ongeoorloofd – alleen gezegd kan worden dat onder

die omstandigheden een groot deel van deze fijnstructuur in de hersenen niet meer functioneert. We zien dus dat ondanks het feit dat beide benaderingswijzen wel degelijk resultaten hebben geboekt een synthese niet wel mogelijk is.

Men kan zich afvragen in hoeverre de moeilijkheid van de interdisciplinaire synthese in de gedragswetenschappen in het algemeen niet eenvoudig het gevolg is van het feit dat onderzoekers die verschillende technieken bezigen in het algemeen ook totaal verschillende apparatuur gebruiken en daardoor in afzonderlijke instituten huizen met als gevolg uitblijven van onderlinge uitwisseling. Toch is dit waarschijnlijk te simplistisch gedacht. Het in de laatste jaren veel aangehaalde boek van GRAIK (1952) 'The nature of explanation' vestigt nog eens de nadruk op het feit dat de wijze van verklaren van discipline tot discipline volledig kan verschillen. In de psychologie en ethologie bijvoorbeeld gaat men zuiver descriptief te werk (DEUTSCH 1960). Uit een groot aantal waarnemingen leidt men een algemene formulering over hun samenhang af. Vanuit deze algemene formulering kan men omtrent nieuwe situaties voorspellingen doen of wel nieuwe situaties gebruiken om de algemene formulering te verifiëren of te verbeteren. In de neurofysiologie daarentegen tracht men een causale verklaring voor het gedrag te vinden. Men gaat er van uit dat het gedrag volledig bepaald wordt door de neuronale processen in het zenuwstelsel en tracht van hieruit het gedrag te verklaren. Interactie tussen beide benaderingswijzen is nog steeds betrekkelijk gering.

Het is een niet te miskennen feit dat veel onderzoekers bij het horen van de term 'gedragswetenschappen' of afhankelijk van de plaats op de landkaart 'behavioral sciences' een sterk gevoel van onbehagen krijgen. Ongewijfeld zal een groot gedeelte van deze afkeer het gevolg zijn van het feit dat de naam gedragswetenschappen dikwijls ernstig misbruikt wordt als vlag op een lading van uitermate oncritisch werk. Bovendien draagt iedere discipline nieuwe begrippen aan. Maar dit is bijzaak. Het ware struikelblok bij de interdisciplinaire synthese lijkt mij niet zo zeer te liggen in het verteren van nieuwe begrippen. Veel meer ligt dit in het moeilijk doordringen in de spelregels die de onderscheiden disciplines zich bij het verklaren van verschijnselen opleggen of horen op te leggen. Het vaak weinig gedegen geanalyseerd zijn van doelstelling, premissen en methodologie van de deelgebieden staan de synthese in de weg. Zolang dit alles nog te onduidelijk geformuleerd is zal het moeilijk blijven een reële inhoud te geven aan de term 'gedragswetenschappen'.

In de Rotterdamse Faculteit wordt nogal eens de uitdrukking 'geïntegreerde research' gebruikt. Ik zou me voor kunnen stellen dat iets derge-

lijks relatief gemakkelijk tot stand komt tussen vakgebieden die elders reeds een vergaande integratie bereikt hebben. Moeilijker maar ook boeiender is dit op terreinen die nog grotendeels braak liggen. De gedragswetenschappen vormen wat dit betreft een felle uitdaging.

LITERATUUR

- Barlow, H. B., et al. Retinal ganglion cells responding selectively to direction and speed of image. *J. Physiol.* 173: 377-407 (1964).
- Brown, J. E., J. A. Rojas, Rat retinal ganglion cells: receptive field organization and maintained activity. *J. Neurophysiol.* 28: 1073-1090 (1965).
- Craik, K. J. W., The nature of explanation. Cambridge University Press, 1952.
- Deutsch, J. A., The structural basis of behavior. The University of Chicago Press, 1960.
- Hebb, D. O., The organization of behavior. John Wiley, 1949.
- Hof, M. W. van, Discrimination between striated patterns of different orientation in the rabbit. *Vision Res.* 6: 89-94 (1966).
- Hof, M. W. van, C. A. G. Wiersma, The angular threshold of discrimination for striated patterns of different orientation in the rabbit. *Vision Res.* 7: 265-270 (1967).
- Hof, M. W. van, Visual acuity in the rabbit. *Vision Res.* 7: 749-751 (1967).
- Hubel, D. H., T. N. Wiesel, Receptive fields of cells in striate cortex of very young, visually unexperienced kittens. *J. Neurophysiol.* 26: 994-1002 (1963).
- Hubel, D. H., T. N. Wiesel, Receptive fields and functional architecture in two non-striate visual areas (18 and 19) of the cat. *J. Neurophysiol.* 28: 229-289 (1965).
- Levick, W. R., Receptive fields and trigger features of ganglion cells in the visual streak of the rabbit's retina. *J. Physiol. (Lond.)* 188: 285-307 (1967).
- Oyster, C. W., et al. Direction selective units in rabbit retina: distribution of preferred directions. *Science* 155: 841-842 (1967).
- Rubin, E., Visuell wahrgenommene Figuren. Gyldendalska, Copenhagen, 1921.
- Senden, M. von, Raum- und Gestaltauffassung bei operierten Blindgeborenen vor und nach der Operation. Barth, Leipzig, 1932.
- Walls, G., The vertebrate eye. Bloomfield Hill, Michigan, Cranbrook Institute of Science, 1942.
- Wiesel, T. N., Receptive fields of ganglion cells in the cat's retina. *J. Physiol. (Lond.)* 153: 583-594 (1960).
- Wiesel, T. N., D. H. Hubel, Extent of recovery from the effects of visual deprivation in kittens. *J. Neurophysiol.* 28: 1060-1072 (1965).

